

J. PERNES

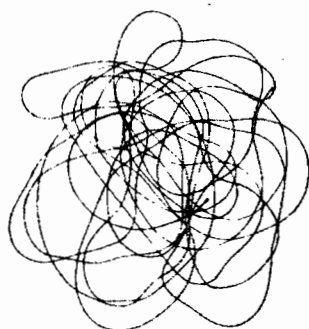
D. COMBES

R. RENE-CHAUME

Y. SAVIDAN

BIOLOGIE ET POPULATIONS NATURELLES DU

Panicum maximum Jacq.



OFFICE DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE ET TECHNIQUE OUTRE-MER

CENTRE D'ADIOPODOUMÉ - CÔTE D'IVOIRE



Novembre 1973

RESUME

Cet article analyse l'hérédité de l'apomixie chez Panicum maximum et les structures génétiques de certaines de ses populations. Les tétraploïdes naturels sont des apomictiques facultatifs (taux de sexualité d'environ 3%). De rares plantes diploïdes sexuées ont été trouvées dans des populations centrales. Les croisements entre tétraploïdes sexués et apomictiques donnent $\frac{1}{2}$ hybrides sexués, $\frac{1}{2}$ hybrides apomictiques. Le taux de sexualité, mesuré soit par le taux de hors-types soit par le taux de sacs embryonnaires réduits est partiellement sous contrôle génétique.

Les populations naturelles des plantes apomictiques sont de structure très simple si elles sont marginales et très semblables à des populations de type allogame si elles sont dans la zone centrale. Les populations diploïdes et tétraploïdes apomictiques de la zone centrale montrent le même type de variabilité allogame continue.

L'analyse génétique des plantes diploïdes et des hybrides entre tétraploïdes sexués et apomictiques montre qu'il y a une continuité de génomes des plantes diploïdes sexuées aux plantes apomictiques tétraploïdes bien qu'il y ait une nette séparation entre sexués et apomictiques naturels de fait de la ploïdie.

En définitive on pose les questions suivantes : pourquoi les tétraploïdes sexués sont-ils dans les populations naturelles si rares qu'on n'en ait jamais découvert un seul ? Pourquoi le taux de sexualité est-il si uniformément bas chez les apomictiques naturels ? Pourquoi les populations centrales apomictiques et sexués se ressemblent-elles tant malgré des modes de reproduction si différents ?

BIOLOGIE ET POPULATIONS NATURELLES DE PANICUM MAXIMUM JACQ.

par

J. PERNES
D. COMBES
R. RENE-CHAUME
Y. SAVIDAN

Bien que le Panicum maximum ait pour nom " herbe de guinée " son centre d'origine se situe probablement en Afrique de l'Est. Au Kenya et en Tanzanie nous avons trouvé d'autres espèces du groupe des " maximae ". Ce sont Panicum infestum et Panicum trichocladum. Certains phénotypes récoltés dans les populations naturelles ressemblent à des hybrides interspécifiques entre P. maximum et P. infestum ou P. trichocladum respectivement. Le complexe des " maximae " est un complexe agamique, les plantes ont généralement pour mode de reproduction l'apomixie facultative et leur nombre chromosomique est $2n = 32$. Nous avons découvert des populations naturelles où des plantes avaient $2n = 16$ chromosomes, chacune était entièrement sexuée (D.COMBES et J.PERNES, 1970). Le phénotypique de ces dernières plantes ne se distingue visuellement nullement des plantes voisines à $2n = 32$.

Nous essaierons d'analyser ici les déterminismes génétiques de l'apomixie et les relations entre génomes sexués et apomictiques telles qu'elles apparaissent à travers les populations naturelles et les hybrides expérimentaux.

A Mode de reproduction

I - L'apomixie facultative chez les Panicum maximum naturels

Quelque soit leur nombre chromosomique ($2n = 16$ excepté) les Panicum naturels produisent leurs graines par apomixie facultative. Ce mode de reproduction peut être détecté soit par l'observation directe des descendants d'une plante, soit par l'analyse de la formation des sacs embryonnaires.

L'observation d'une descendance montre au vu des phénotypes deux sortes de plantes :

- a - Celles qui ressemblent étroitement à la plante mère
- b - Les autres qui ne se ressemblent ni entre elles ni à la plante mère, et qu'on appelle " hors-types " (H.T. est la proportion de hors-types).

Le tableau I rapporte différentes valeurs de H.T. observées par WARMKE (1954), BOGDAN (1963) et nous-mêmes :

| Variété | Auteurs | Nombre de descendants observés | H.T. |
|------------------------|---------------------|--------------------------------|------|
| common guinea | WARMKE (1954) | 1365 | 4,7 |
| - | " (1954) | 1106 | 2,6 |
| gramalote | PERNES-COMBES(1970) | 551 | 4,0 |
| type II | WARMKE (1954) | 1103 | 1,3 |
| 309* | PERNES-COMBES(1970) | 291 | 3,1 |
| T 19** | " " " | 220 | 1,4 |
| T 25 | COMBES (1972) | 1008 | 3,9 |
| moyenne sur 9 variétés | COMBES (1972) | 103 | 5,0 |
| | BOGDAN (1963) | 520 | 1,2 |

* 309 est voisin du type Gramalote et des variétés G3, G23 et 57 dont il sera question plus loin.

* T 19 est un hybride interspécifique naturel présumé entre P.maximum et P.infestum.

Tableau I : taux de hors-types observés sur différentes variétés naturelles de Panicum maximum.

L'étude des sacs embryonnaires et de leur formation montre qu'il existe chez les plantes apomictiques deux types de sacs les uns à 8 noyaux, les autres à 4 noyaux (pas d'antipodes et un seul noyau polaire). WARMKE a pu compter 16 chromosomes pour les noyaux d'un sac ayant des antipodes et 32 chromosomes dans plusieurs sacs à 4 cellules. Il est généralement accepté que les sacs à 4 noyaux soient non réduits, par contre certains auteurs (WARMKE lui-même, JAVIER (1970)) doutent que les sacs à 8 noyaux soient tous réduits. Cette incertitude a pour origine l'absence de liaison directe, chez les apomictiques naturels, entre le taux de hors-types et le taux d'ovaires à sac embryonnaires unique à 8 noyaux. Nous reviendrons plus loin sur la liaison possible entre ces deux taux. Néanmoins les plantes apomictiques sont caractérisées par la présence de sacs embryonnaires à 4 cellules, sans antipodes et très souvent par l'existence de plusieurs sacs (éventuellement de types différents) dans un même ovaire. Les plantes diploïdes ($2n = 16$), sexuées (d'après les analyses génétiques, Cf. C.II) ne possèdent toujours qu'un seul sac par ovaire et celui-ci est à 8 cellules (avec 2 noyaux polaires et des antipodes).

S est le taux d'ovaires à sac unique à 8 noyaux.

Le tableau II rapporte différents taux observés chez des apomictiques naturels. S est généralement très supérieur à H.T. (comparer au tableau I).

* Plusieurs analyses cytologiques sont possibles, WARMKE, COMBES et JAVIER utilisèrent des coupes ; des techniques par écrasement et par observation en contraste de phase, dérivées de HERR (1971) permettent des observations beaucoup plus rapides et plus sûres.

| Variété | auteur | Nombre d'ovaires observés | S |
|---------------------------|---------|------------------------------|------------------|
| Common guinea | WARMKE | 111 | 27,9 |
| - | COMBES | 40 | 25,0 |
| - | SAVIDAN | 155 | 22,6 |
| gramalote | WARMKE | 57 | 0 |
| G 3* | SAVIDAN | 119 | 0,8 ⁺ |
| G 23 | SAVIDAN | 133 | 4,5 |
| K 85 | COMBES | 16 | 12,5 |
| K 76 | SAVIDAN | 123 | 12,2 |
| K 133 | SAVIDAN | 119 | 3,4 |
| K 77** | SAVIDAN | 145 | 7,6 |
| <u>P. infestum</u> | SAVIDAN | 116 | 2,6 |
| K 211 | SAVIDAN | 112 | 1,8 |
| G 41*** | SAVIDAN | 76 | 26,3 |
| moyenne sur 6 variétés | JAVIER | 387 | 36,2 |

Tableau II : fréquence des ovaires à sac unique à 8 noyaux.
Les observations de COMBES et WARMKE ont été faites par coupes, celles de SAVIDAN utilisent la technique de HERR (microscopie en contraste de phase sans coupe).

* variétés proches du type GRAMALOTE

** hybride interspécifique naturel présumé entre P. maximum et P. infestum.

*** variétés " trichoglumes ".

+ des sacs embryonnaires à 8 noyaux existent plus nombreux dans les ovaires à sacs multiples (28 sacs à 8 noyaux sur 221 sacs observés).

II - Les Panicum maximum sexués et leurs hybrides avec les plantes apomictiques.

Les plantes diploïdes ($2n=16$) sexuées, constituent des rares populations naturelles en Afrique de l'Est

(Cf.paragraphe B).

Par traitement à la colchicine soit de graines (plantes S_1T et S_2T à partir de graines du diploïde K 189) soit de bourgeons (T35T, T44T, T34T, K189T) les plantes diploïdes obtenues ne possèdent que des ovaires à sacs embryonnaire unique à 8 noyaux. Leur descendance hétérogène confirme qu'elles sont entièrement sexuées.

L'utilisation du pollen fonctionel des apomictiques permet d'étudier les hybrides entre plantes femelles tétraploïdes sexuées et parent mâle apomictique. Le tableau III donne le nombre de plantes hybrides apomictiques (existence de sacs à 4 noyaux) et sexuées (que des ovaires à sac unique à 8 noyaux).

| parent femelle sexué | parent mâle apomictique | hybride apomictique plantes ayant des sacs à 4 noyaux | Hybride sexué plantes n'ayant jamais de sacs à 4 noyaux |
|--|-----------------------------------|---|---|
| K 189.T | 267 | 1 | 1 |
| K 189.T | G 23 | 4 | 5 |
| K 189.T | G 3 | 14 | 14 |
| $S_1.T$ | G 3 | 3 | 4 |
| T 44.T | 57 ~ G 3 | 3 | 3 |
| P2 (hybride) | 57 | 40 | 34 |
| Parent ♂ apo- mictique T19, 36,5 | Parent ♂ se- xuë hybride P2 | 5 | 4 |

Tableau III : nombre d'hybrides, sexués et apomictiques, issus du croisement d'un tétraploïde sexué par un apomictique.

Un hybride sexué (P2) issu du croisement K189T x G23 a été à son tour utilisé dans un tel croisement, Cf. Tableau III). Il a été également utilisé comme parent mâle dans un croisement réciproque où le parent femelle T19, 36,5 était un apomictique sélectionné pour son taux élevé de hors-type (Cf. tableau III).

Enfin, une plante hybride sexuée issue du croisement P 2 x 57 a été librement pollinisée par ses plantes soeurs (dont la moitié était sexuée, l'autre moitié apomictique). Parmi les descendants observés 12 étaient apomictiques, 35 sexuées (soit $\frac{1}{4}$, $\frac{3}{4}$).

Tous ces résultats s'accordent avec une disjonction $\frac{1}{2}$, $\frac{1}{2}$ dans la descendance de croisements sexué x apomictique. Les résultats de la pollinisation libre peuvent s'interpréter en admettant que la moitié des pollens est issue de plantes sexuées et l'autre moitié de plantes apomictiques. Les pollens issus de plantes apomictiques seraient en disjonction $\frac{1}{2}$ sexué ; $\frac{1}{2}$ apomictique ; les pollens issus de plantes sexuées seraient tous porteurs du caractère sexué. Il ne semblerait pas qu'un hybride sexué garde un souvenir de son origine apomictique en ce qui concerne cette disjonction.

III - Variations de H.T. et S. chez les apomictiques

Le tableau I a montré la stabilité de H.T.(entre 1 et 5% chez les apomictiques naturels), et le tableau II des valeurs de S inférieures à 40%.

Ces résultats ne tiennent plus lorsqu'on considère des apomictiques obtenus soit dans les hors-types des plantes apomictiques, soit comme hybrides apomictiques dans les croisements sexué x apomictique.

Le tableau IV donne diverses valeurs de H.T. ainsi obtenues :

| Variété | Nombre de plantes observées | H.T. (%) |
|-------------------------------------|-----------------------------|----------|
| hors types hexaploïdes H 1 | 138 | 13,9 |
| de common guinea H 8 | 238 | 19,6 |
| hors types de T 19 37,1 | 84 | 4,0 |
| 35,9 | 98 | 19,0 |
| 36,5 | 104 | 44,0 |
| 36,10 | 90 | 38,0 |
| hors types T19;36,5 8,10 | 100 | 44,6 |
| 7,8 | 100 | 46,8 |
| 10,2 | 100 | 24,0 |
| 5,10 | 100 | 13,0 |
| hors types de T19, 36,5 8,10 et 7,8 | 160 | 40,6 |
| hybrides apomictiques P 3 | 140 | 29,3 |
| issues du croisement P 4 | 150 | 24,7 |
| K 189 T x G 23 P 6 | 206 | 37,1 |

Tableau IV : taux de hors-types obtenus à partir de hors-types apomictiques ou d'hybrides apomictiques, en autopolinisation ou en pollinisation libre par des plantes soeurs.

Le taux de hors-type le plus élevé a été obtenu lorsque les descendance observées ont été issues de parcelles d'isolement où T19, 36,5 a été pollinisé par les tétraploïdes sexués (P2, K189 T, S2T, T35T) d'un phénotype très différent. Les hors-types étaient alors de deux catégories ceux correspondant aux hors-types habituels observés après autopolinisation d'une part et des hors-types hybrides

d'autre part. Ces résultats sont donnés dans le tableau V.

| Pollinisateur | Nombre de plantes observées | Total H.T. | H.T. de même type | H.T. hybride |
|------------------|-----------------------------|------------|-------------------|--------------|
| K 189 T | 216 | 56,9 | 30,1 | 26,8 |
| P2 | 101 | 66,3 | 25,7 | 40,6 |
| T 35 T | 176 | 61,4 | 37,5 | 23,9 |
| S ₂ T | 206 | 54,4 | 25,7 | 28,6 |

Tableau V : taux de hors-type de T19 36,5 pollinisé en parcelles d'isolement par 4 tétraploïdes différents.

Ainsi le taux de hors-type est sous contrôle génétique (accroissement et transmission à travers des générations successives de hors-types) et dépend des pollinisateurs. Il est relativement élevé (30%) chez les hybrides apomictiques de première génération.

Le taux de sacs à 8 noyaux (S) a été étudié chez différents hors-types et hybrides.

Ces valeurs sont résumées dans le tableau VI.

| Variété | Nombre d'ovaires observés | S % |
|---|---------------------------|------|
| T19 36,5 | 275 | 77,5 |
| hors-types hybrides apomictiques issus de T19, 36,5 pollinisés par des sexués | | |
| T19, 36,5 x T 35 T | 30 | 96,7 |
| T19, 36,5 x P2 (1) | 35 | 74,3 |
| - (2) | 29 | 72,4 |
| Hybrides apomictiques issus de croisements sexué x apomictique | | |
| K 189T x 267 | 14 | 28,6 |
| K 189T x G 3 | 224 | 23,2 |
| P2 x 57 (hybride 3 voies) | 744 | 16,4 |
| (P2x57) x (P2x57)' sexué apomictique | 273 | 10,6 |

Tableau VI : taux d'ovaire à sacs uniques à 8 noyaux (S)

○ MARALAL

○ RUMURUTI

○ THOMSON'S FALLS

KENYA

* MGWAKAETHE

○ NAIROBI

KENYA

TANZANIA

KILIMANDJARO

USAMBARA Mt

KOROGWE

TANGA

ZANZIBAR

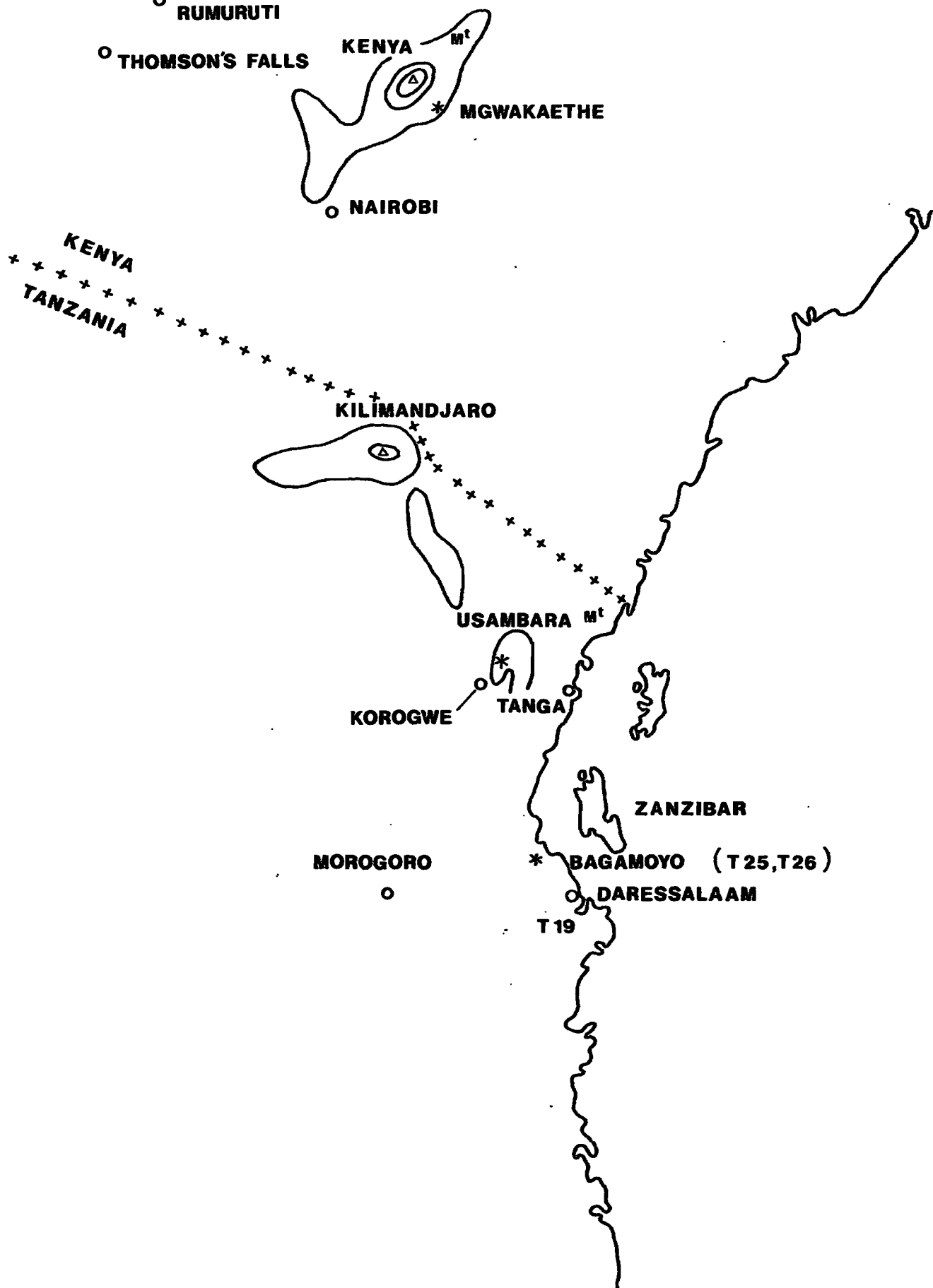
MOROGORO

* BAGAMOYO (T25,T26)

○ DARESSALAAM

T19

EAST AFRICA MAP



L'accroissement de H.T. chez T 19, 36,5 est accompagné par un accroissement important de S. Chez les hors-types hybrides de T19 ; 36,5 S reste élevé et peut approcher 100%, la plante est encore apomictique facultative mais il faut une analyse importante pour le déceler. Par contre chez les hybrides apomictiques la valeur S n'est pas supérieure à celle des apomictiques naturels, S semble décroître au fur et à mesure des croisements en retour sur le géniteur apomictique G 3 ou 57 (dernière partie du tableau VI)

Il semble qu'il y ait un lien entre H.T. et S mais celui-ci pourrait être obscurci par le fait qu'un même S peut se traduire par des valeurs de H.T. différentes suivant l'aptitude de la plante mère à donner des hors-types viables et équilibrés. Les plantes hors-types ou hybrides auraient une meilleure propension à exprimer leur taux de hors-type potentiel qui serait proche de S.

B. Structures des populations naturelles

Les populations naturelles de Panicum maximum sont constituées soit de petits flots de quelques 1000 m², soit de bandes linéaires de plusieurs kilomètres en bords de routes ou de rivières, soit de véritables savanes très étendues. Dans les zones marginales de l'Afrique de l'Est, ou dans d'autres pays d'Afrique où les Panicum semblent plus récemment implantés, les populations paraissent constituées par un seul clone, ou parfois plusieurs clones bien distincts et peu nombreux. Par contre dans les zones centrales on a l'impression d'une variabilité plus confuse, construite par de nombreux phénotypes distincts mais peu définis. 275 plantes échantillonnées en Afrique de l'Est dans ces diverses zones étaient toutes tétraploïdes ($2n = 32$) et apomictiques (HT \approx 3%), à l'exception d'une seule, K189, qui était diploïde et sexuée. Ainsi au même mode de reproduction étaient associées des structures de variabilité très diverses.

Pour schématiser objectivement ces différentes structures nous représenterons les diverses classifications qui peuvent être faites des plantes échantillonnées dans une zone donnée, en utilisant divers algorithmes de classification et diverses séries de

caractères. Les mesures et observations sont faites toutes dans les mêmes conditions de milieu à partir des multiplications végétatives ou des descendances apomictiques des plantes échantillonnées. Si les différentes séries de classifications d'un même ensemble de plantes donnent des groupements identiques, c'est que les phénotypes observés correspondent à des entités bien définies et distinctes. Si par contre des groupes stables ne se définissent pas nettement c'est que les caractères peuvent être indifféremment distribués dans les divers phénotypes et que les associations de phénotypes dépendent des recombinaisons des différents caractères observés.

I - Homogénéité et discontinuité des populations marginales, hétérogénéité continue des populations centrales.

L'exemple des populations de Maralal montre, fig. 1 et 2, une même structure lisible aussi bien à partir d'une série de mesures (12 caractères quantitatifs) fig. 1 que d'une série de 50 caractéristiques qualitatives différentes. THOMSON'S FALLS et MARALAL sont deux régions bien séparées et les populations ont été échantillonnées entre ces deux points extrêmes.

Dans la région de MGWAKAETHE une population polymorphe a été observée, avec seulement 4 ou 5 phénotypes bien distincts, dont l'un peut être classé comme P.infestum et un autre semble un hybride interspécifique entre cet infestum et les autres phénotypes P.maximum. Ces phénotypes sont appelés types C (analogues à T19). Les figures 3, 4 et 5 montrent les différentes classifications obtenues. Ce sont les mêmes groupes qui sont identifiés dans chaque classification.

Dans la région de KOROGWE, où le diploïde K189 a été fortuitement trouvé (rien dans son phénotype ne révèle sa nature diploïde) les classifications perdent toute netteté et toute répétabilité (fig. 6 et 7). Les méthodes permettent des fermetures de groupe (telle la méthode nodale de ROGERS et TANIMOTO) échouent à révéler une structure.

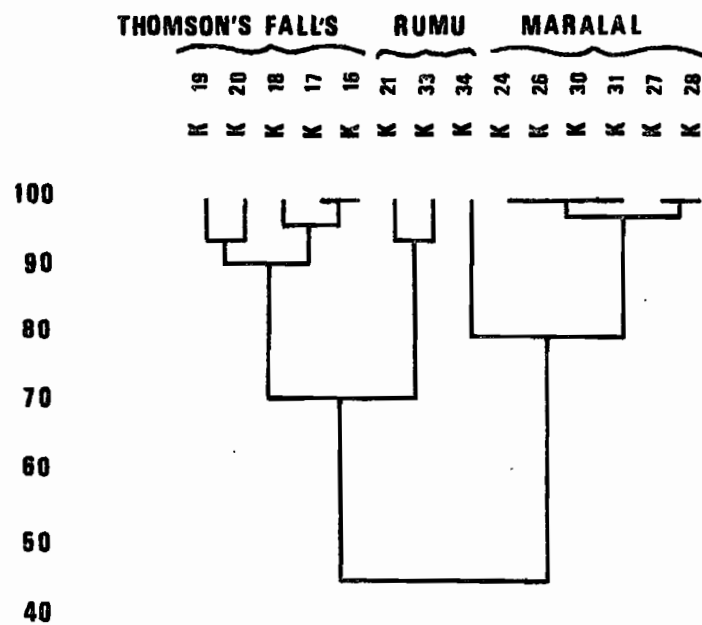


Fig.1

quantitative characters

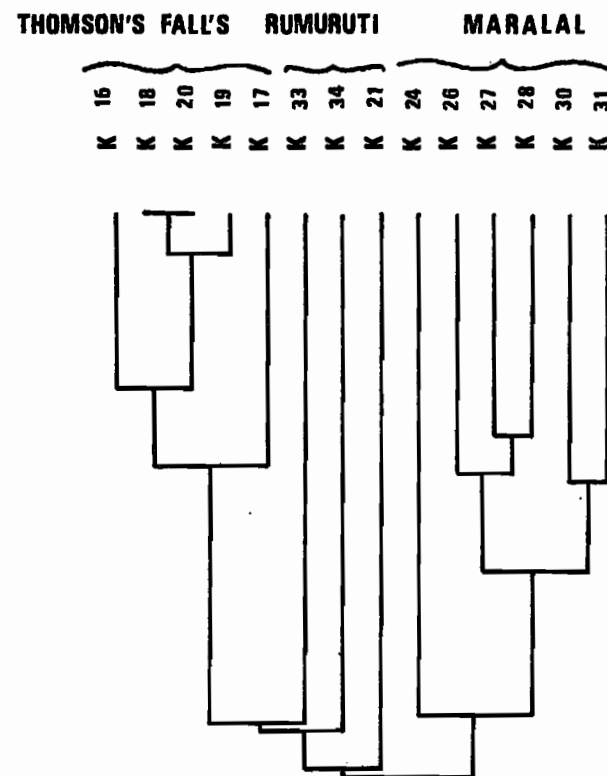


Fig.2

qualitative characters

DENDROGRAM OF THE PHENOTYPES FROM MARALAL THOMSON'S FALL'S

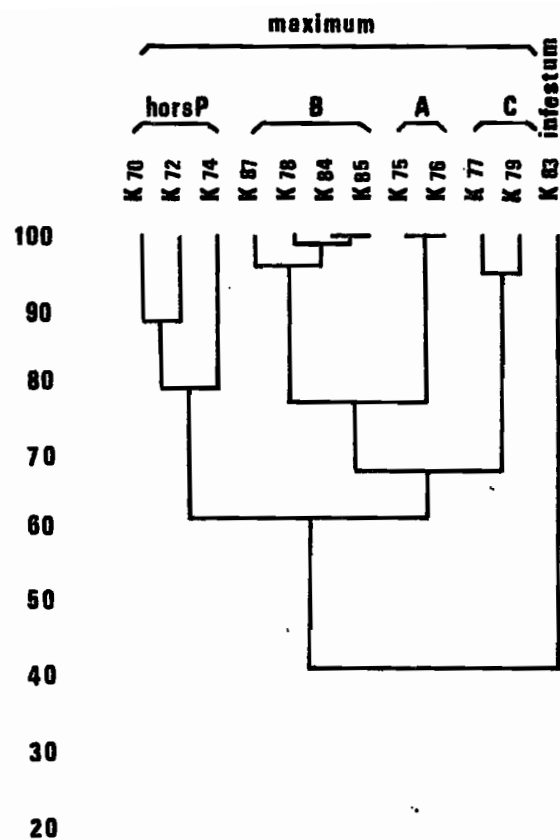


Fig. 3

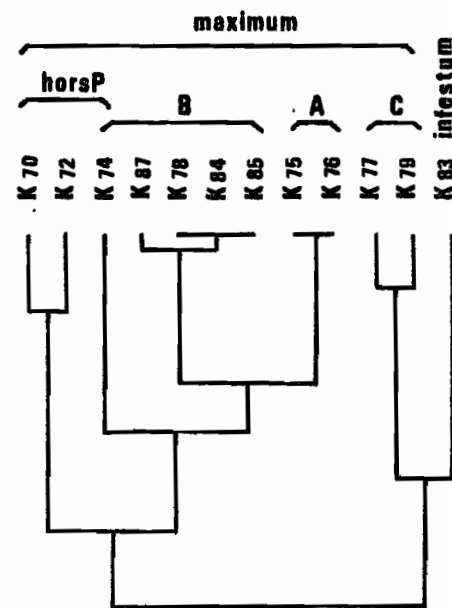


Fig. 4

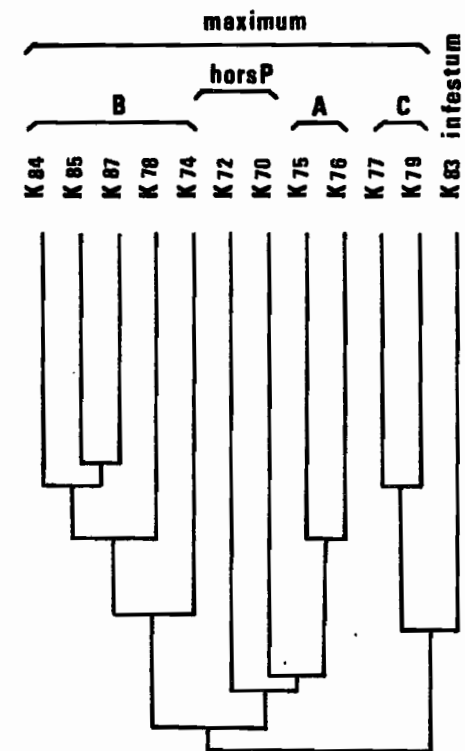


Fig. 5

Two series of quantitative characters

qualitative characters

DENDROGRAM ANALYSIS OF THE M'GWAKAETHE POPULATION

hors P: plants used as witnesses in other comparisons. They came from populations surrounding MGWAKAETHE
A,B,C: indices for the different categories of phenotypes

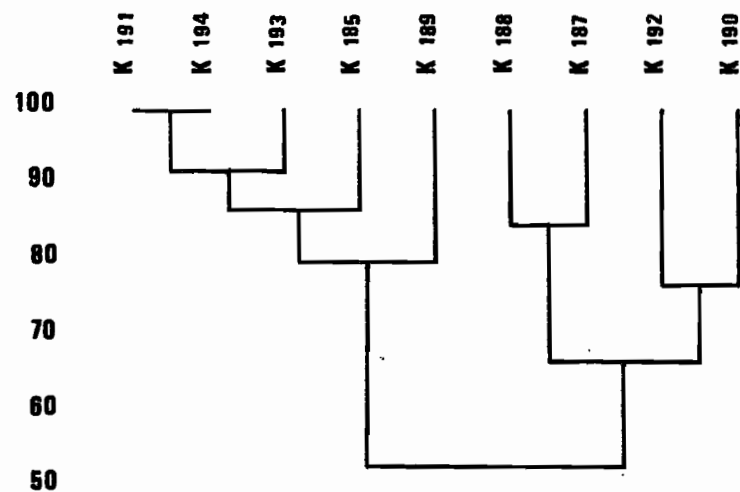


Fig. 6

Quantitative characters

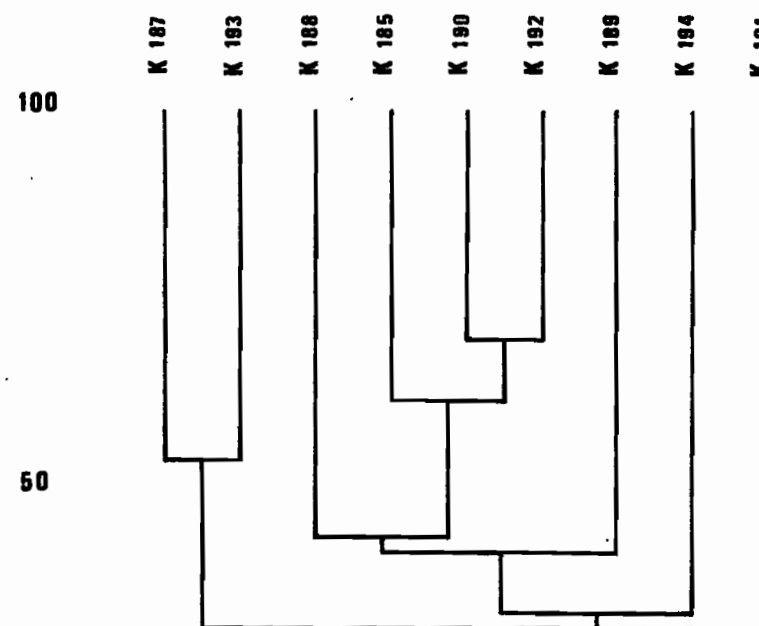


Fig. 7

Qualitative characters

KOROGWE AREA

NO CLOSED GROUP RESULTS FROM THESE CLASSIFICATIONS WHICH LOOK DIFFERENT
THE DIPLOID K 189 WAS NOT ISOLATED

II - Organisation de la variabilité diploïde et tétraploïde des populations centrales.

Une prospection plus approfondie a permis d'étudier la variabilité des diploïdes des populations centrales de KOROGWE, par référence aux tétraploïdes soit situés dans les mêmes populations, soit situés un peu en dehors de cette zone. La figure 8, utilisant la méthode nodale de ROGERS et TANIMOTO (voir SOKAL et SNEATH 1959) permet de voir comment se situent les différentes variabilités. Les deux plantes T25 et T26 sont tirées d'une population éloignée de cette zone centrale où 2 phénotypes très voisins diploïde et tétraploïde étaient associés. Le tableau VII situe les positions respectives et les dimensions des différents groupes. C'est arbitrairement que dans ce tableau les 3 tétraploïdes situés hors de la zone de KOROGWE ont été regroupés (groupe IV), en fait l'analyse nodale les laisse isolés les uns des autres.

| I diploïdes de KOROGWE-VUGIRI | II tétraploïdes de KOROGWE-VUGIRI | III BAGAMOYO | IV Population hors KOROGWE |
|-------------------------------------|---|-----------------|----------------------------------|
| I 0,234 | 0,427 | 0,465 | 0,471 |
| II | 0,278 | 0,581 | 0,466 |
| III | | 0,125 | 0,453 |
| V | | | 0,400 |

Tableau VI : distances intra et intergroupes obtenues par l'analyse nodale.

Les quatre groupes identifiés sont approximativement équidistants (Cf.fig. 8) :

I. L'ensemble des diploïdes de la région KOROGWE-VUGIRI (récoltés dans trois stations différentes).

II. L'ensemble des tétraploïdes de la même région (récoltés dans deux des trois stations précédentes).

III. Les deux plantes de BAGAMOYO dont l'une est tétraploïde et l'autre diploïde.

IV. Les trois plantes d'une même populations, apparemment très homogène quant au milieu, récoltées à quelques mètres les unes des autres dans une région peu éloignée de KOROGWE, mais nettement en dehors de la zone à populations diploïdes.

Les distances intragroupes montrent :

1°)- L'extrême homogénéité des deux plantes de BAGAMOYO, malgré la différence dans leur niveau de ploïdie. Elles appartiennent à un milieu de marais très particulier, inhabituel aux Panicum maximum d'Afrique de l'Est.

2°)- La variabilité comparable des diploïdes et tétraploïdes de KOROGWE-VUGIRI qui couvrent la même diversité géographique.

3°)- L'hétérogénéité du groupe IV qui est composé de trois phénotypes bien distincts sans réelle unité. Leur différenciation est bien plus grande que celle lue chez les diploïdes et tétraploïdes de KOROGWE-VUGIRI qui couvrent cependant une aire géographique incomparablement plus étendue et diversifiée.

La classification des populations est précise, en accord avec leurs caractéristiques biologiques et géographiques.

Les points suivants sont à noter :

1°)- la variabilité des diploïdes sexués est nette mais à l'intérieur d'un type bien identifiable.

2°)- la variabilité des tétraploïdes de la même région est de la même nature et du même ordre de grandeur.

3°)- la population extérieure à la zone des diploïdes est composée de plantes extrêmement différentes.

La variabilité intégrée des diploïdes est celle que l'on peut attendre de populations sexuées dans un milieu varié. Celle des tétraploïdes associés, qui sont apomictiques facultatifs, est de même étendue.

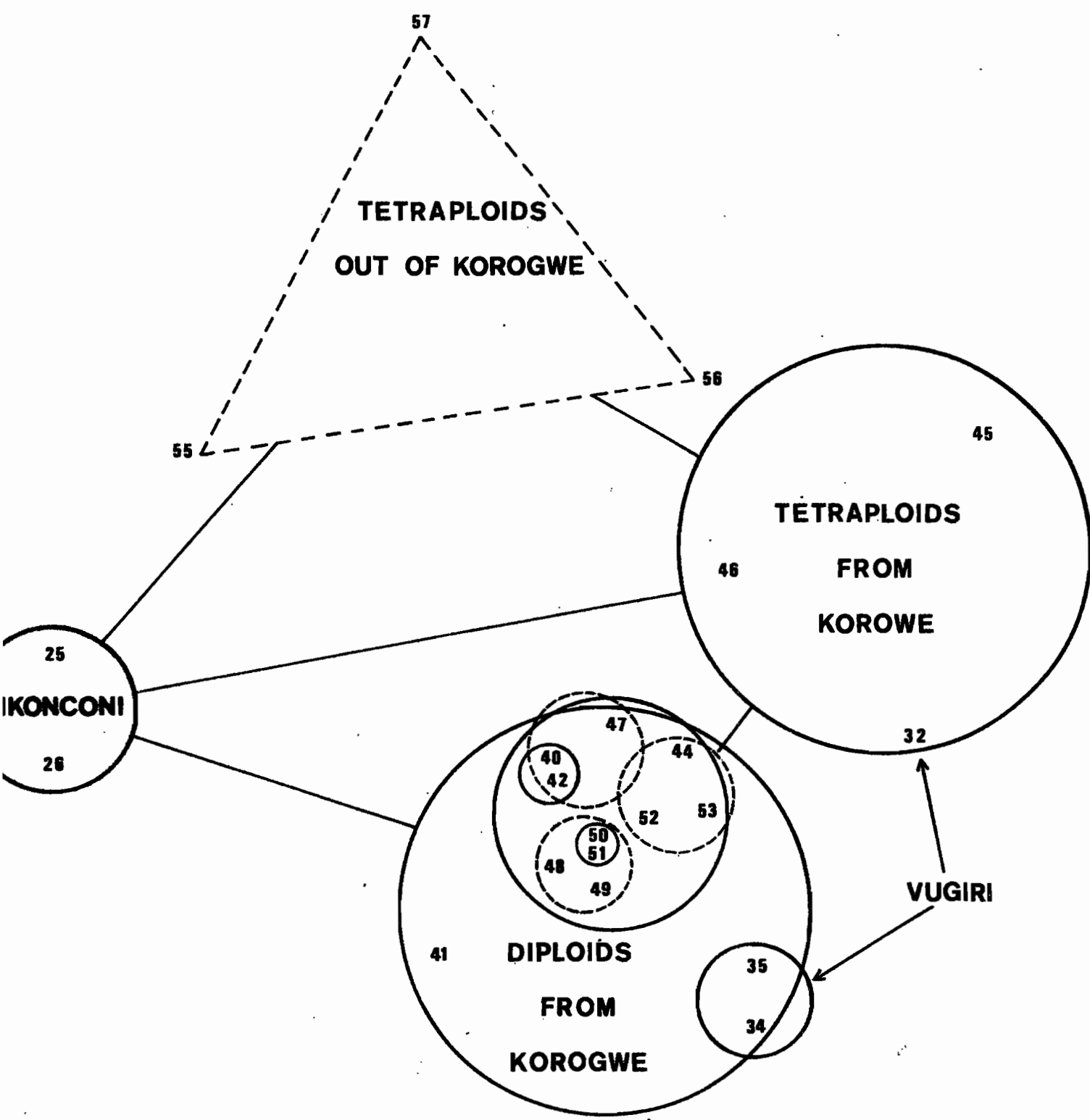


Fig. 8

NODAL ANALYSIS OF DIPLOID AND TETRAPLOID POPULATIONS FROM KOROGWE

Ainsi les tétraploïdes de KOROGWE-VUGIRI, diffèrent des diploïdes mais par simple déplacement, en conservant apparemment la même structure de la variabilité.

Par contre l'apomixie facultative fonctionne en dehors de cette zone sans souvenir apparent d'une ancienne structure allogame et manifeste un polymorphisme tout autre, à variabilité discontinue.

On comprend ainsi que les échantillons de la région de KOROGWE correspondent à une pléiade de phénotypes tous individualisés, contrairement aux populations marginales. On trouvera dans PERNES (1972) et PERNES et al. (1970a, 1970b) une analyse beaucoup plus détaillée des structures des populations naturelles de *Panicum*.

Les analyses qui suivent ont pour but de préciser les caractéristiques génétiques qui peuvent expliquer les ressemblances d'organisation des variabilités des populations centrales diploïdes sexuées et tétraploïdes apomictiques.

C. Analyse génétique des plantes sexuées et des plantes apomictiques

I. L'effet de la tétraploïdisation sur les phénotypes

Des multiplications végétatives de 5 diploïdes et de leurs tétraploïdes isogéniques ont permis d'étudier l'effet direct du doublement chromosomique. Les différents caractères mesurés conduisent au tableau d'analyse de variance (tableau VIII) des effets dus à la polyploïdisation. Une représentation, utilisant l'analyse des composantes principales pour les caractères montrant une interaction ploïdiex variété permet d'étudier les déplacements relatifs des lignées isogéniques sous l'effet du doublement (fig.9). Il faut ajouter les deux caractères suivants observés sur une autre analyse : la floraison des tétraploïdes est plus tardive, les nombres de talles sont voisins.

On voit que dans l'ensemble la tétraploïdisation a des effets très modérés et ce n'est pas une adaptation secondaire au milieu qui rapproche globalement les phénotypes tétraploïdes et diploïdes.

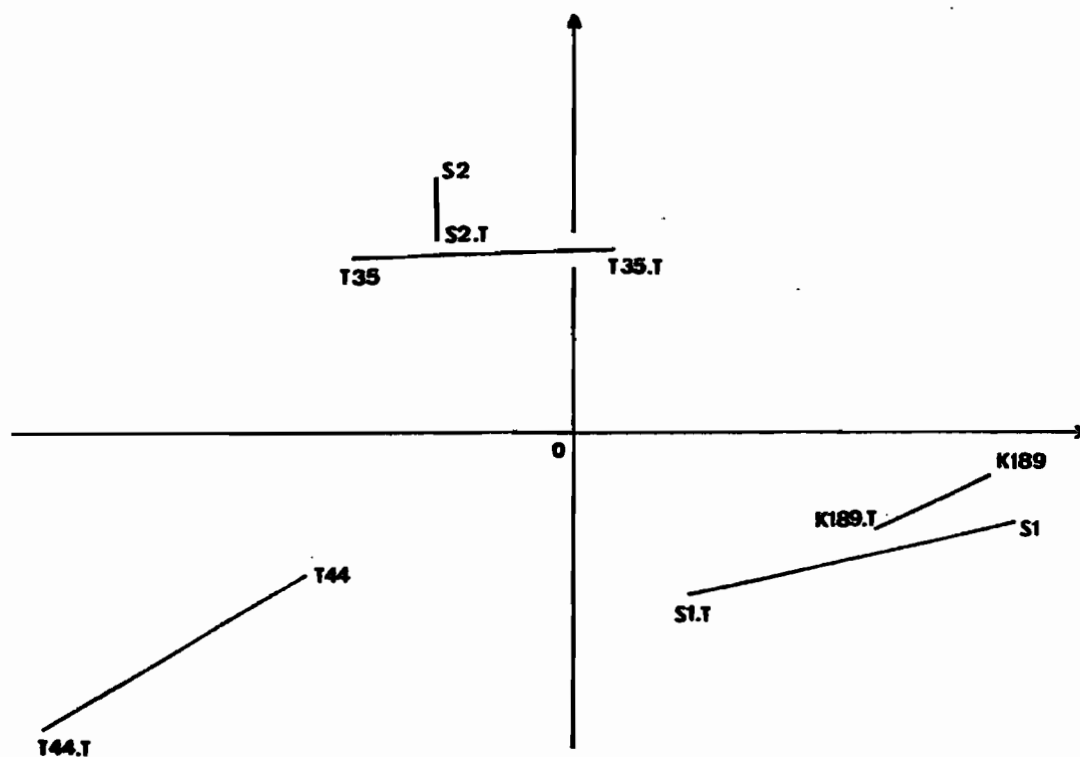


Fig.8 Two main principal components graph.

Description of sexual diploid and tetraploid clones.

T after variety number means tetraploid.

Continuous line brings together isogenic (diploid-tetraploid) varieties.

First component : $\frac{3}{4}(n + F + L_i) + L + \frac{1}{25}II$

Second component : $\frac{1}{4}n + \frac{2}{5}(F - L_i) - \frac{1}{4}L + II$

| Caractères séries 1 | carré moyen variété | carré moyen polyploïdie | Interaction variété x polyploïdie | carré moyen résiduel |
|--|------------------------|----------------------------|---|-------------------------|
| degré de liberté | 4 | 1 | 4 | 45 |
| M V | 7,773** | 31,828** | 9,224** | 1,239 |
| % M S | 2,835 | 0,028 | 4,366* | 1,446 |
| M S T | 0,426** | 1,542** | 0,528** | 0,064 |
| Caractères séries 2 (inflorescence) | | | | |
| degré de liberté | 4 | 1 | 4 | 360 |
| T _i | 1275,414** | 3,780 | 259,056** | 54,918 |
| T _i | 590,998** | 22,080 | 40,695 | 21,969 |
| F | 985,824** | 86,058 | 276,780** | 97,732 |
| l.l. | 500,649** | 189,343** | 53,337 | 27,472 |
| G | 470,778** | 26,124 | 29,610 | 18,833 |
| L | 3629,682** | 637,812* | 322,056** | 149,140 |
| n | 58,842** | 2,268 | 12,642** | 3,343 |

** F significatif au seuil 1%

* F " " " 5%

Tableau VIII : analyses de variance de l'effet de la tétra-
ploïdisation.

II - Variabilité comparée des descendance d'hybrides sexuels et de hors-types d'hybrides apomictiques.

Le tableau IX montre qu'en moyenne la variance d'une descendance sexuée est supérieure à la variance entre hors-types, elle-même supérieure à la variance de la descendance strictement apomictique (les non hors-types). Cependant ce résultat général souffre des exceptions et souvent la variance due au milieu (lue parmi les non hors-types) est si forte que les variations d'ordre génétique ne se font plus sentir. La variabilité des hors-types hybrides issus du croisement de T19, 36,5 par les tétraploïdes sexuels est particulièrement élevée. Il s'agit là d'une rencontre de génomes particulièrement éloignés. Les hybrides apomictiques qui ont un taux de hors-type particulièrement élevé (30% voir tableau IV) peuvent ainsi continuer à libérer une variabilité non négligeable à travers leurs descendants hors-types.

III - Organisation génétique des diploïdes

L'étude plus précise de la variabilité génétique des *Panicum* diploïdes est faite à l'aide de croisements diallèles. Ainsi l'importance des aptitudes générales et spécifiques dans la détermination des différents caractères et des estimations d'hérédité et des effets maternels peuvent être évalués pour différents caractères. Certains de ces résultats pourront être comparés aux données génétiques propres au niveau tétraploïde par le biais des hybrides entre plantes sexuées et apomictiques. Deux séries de croisements diallèles entre diploïdes ont été réalisés, l'un à 5 parents sans autofécondations ni croisements réciproques, l'autre à 4 parents mais complet avec autofécondations et croisements réciproques. Le dernier permet de déceler des effets maternels.

Tableau IX : Variances moyennes de descendance sexuées et apomictiques pour trois caractères
G, M.V. et l représentatifs des divers degrés de sensibilité aux variations du milieu

| | Variance moyenne de descendance d'hybrides sexués | Variance moyenne de descendance hors-types d'hybrides apomictiq. | Variance moyenne des descendance non hors-types d'hybrides apomictiques | Variance moyenne des hors-type de T19. 36,5 non hybrides | hybrides |
|-----------|---|--|---|--|----------|
| effectifs | 300 | 108 | 380 | 20 | 20 |
| G | 30,19 | 20,41 | 10,00 | 31,05 | 68,36 |
| l | 82,26 | 41,74 | 38,66 | 72,07 | 204,03 |
| M.V. | 161,47 | 78,94 | 64,16 | 31,88 | 210,58 |

Il y a généralement une grande variabilité intra familiale (entre full sibs), il existe donc vraisemblablement une forte hétérozygotie chez les diploïdes. Malgré cette haute variance génotypique résiduelle, des carrés moyens élevés pour les aptitudes à la combinaison montrent une forte héritabilité pour certains caractères (nombre de talles, dates de floraison, caractères foliaires (dimensions du limbe et de la graine), la sensibilité à une virose. La figure 9 montre les résultats d'une analyse en composantes principales de la matrice des carrés moyens intercroisements pour des caractères à forte héritabilité. Les parents T41, T35, T44 qui ont des aptitudes générales à la combinaison élevées déplacent de façon précise leurs hybrides vers des positions spécifiques sur le graphique. T35, T41 et T44 couvrent (fig.8) l'ensemble de la variabilité phénotypique diploïde. Des effets maternels apparaissent significatifs pour le nombre de talles et la germination des graines. Les effets génétiques non maternels sont cependant beaucoup plus importants que les effets maternels.

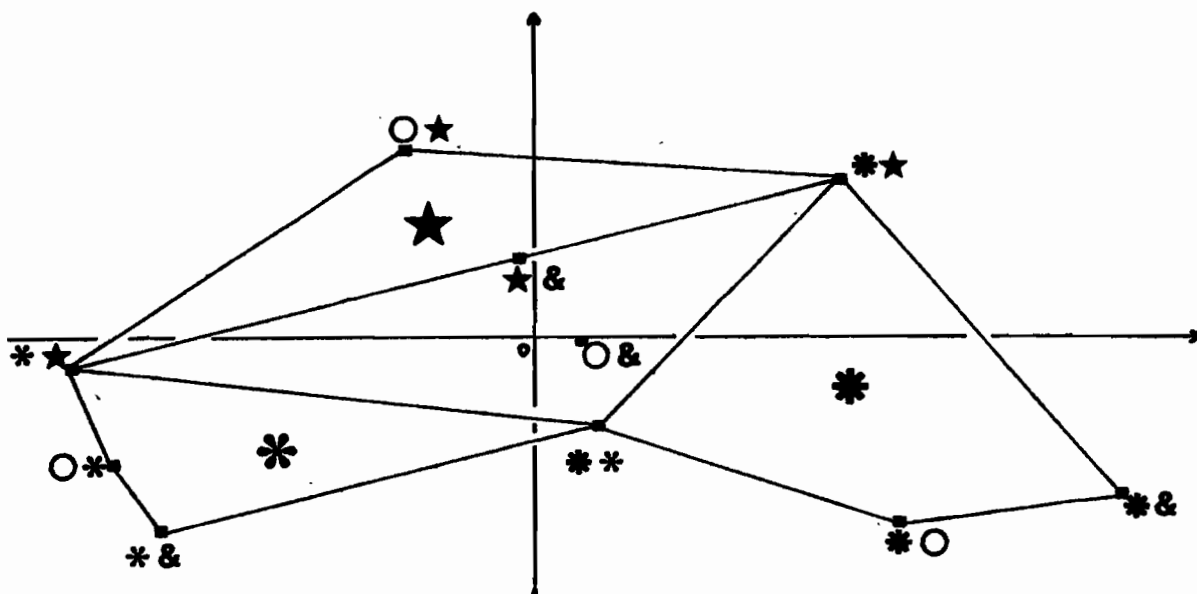


Fig.9 Two main principal components graph.

Dots representative of hybrids are two parent symbols composed

***T35 O T40 *T41 ★T44 &K189**

T35, T41, T44 parents (only one symbol) are located at the barycenter of their hybrids. First component : $(II+G+F)+\frac{2}{3}d - t_1$

Second component : $t + d - \frac{1}{4}F - \frac{2}{3}(G+II)$

Ainsi les diploïdes sexués montrent une organisation génétique d'un type classique pour des plantes allogames, et une variabilité largement utilisable dans des buts d'amélioration des plantes.

IV - Analyses génétiques au niveau tétraploïde

Deux caractéristiques génétiques intéressantes ont été étudiées. D'abord la comparaison d'hybrides apomictiques et sexués d'une même famille a permis d'apprécier si l'apomixie ou la sexualité était chez ces hybrides associée à une baisse de vigueur. L'analyse des matières vertes produites par deux séries de descendance ne met en évidence aucune différence.

Ensuite, l'analyse de plusieurs familles ayant un même parent mâle apomictique (G3) et différents parents femelles sexués (K189T, S₁T, S₂T, T44T tétraploïdes digéniques et P₂ hybride tétraploïde sexué) a permis de voir si la rencontre des génomes sexués et apomictiques ne manifestent aucune anomalie génétique et si les caractères fortement héritable au niveau diploïde le restaient au niveau tétraploïde. Chaque famille est représentée par six plantes choisis indépendamment à priori des caractères étudiés. Les multiplications végétatives de ces plantes permettent de faire/une analyse de variance hiérarchique des variations inter familles et des variations intrafamilles (Tableau X). Les variations intrafamilles sont beaucoup plus fortes que les variations interfamilles montrant ainsi que l'hétérozygotie des géniteurs est la source principale de variabilité. Les régressions parent femelle, moyenne des familles (régressions à parent constant) confirme les effets interfamilles (tableau XI). Les variations interfamilles sont surtout dues au génotype sexué P₂ (hybride entre K189 T et l'apomictique G 23), ce qui montre l'apport du génotype apomictique qui n'appartient pas à la population de KOROGWE. L'analyse simultanée sur plusieurs caractères par l'étude des composantes principales (figure 10) situe la moyenne de chaque famille assez près de la moyenne des parents.

Ainsi aucun obstacle génétique ni d'amolie de fonctionnement n'apparaît au cours d'hybridations entre les tétraploïdes sexués et apomictiques. Il n'y a donc aucune barrière au flux de gènes, au niveau tétraploïde, qui soit imputable à des différences fondamentales de structure liées à l'apomixie.

D - Discussion

L'apomixie peut paraître une source de discontinuité dans la nature, et l'observation des populations marginales de Panicum maximum tendrait à confirmer cette opinion.

L'étude de l'hérédité de l'apomixie (aptitude à donner des sacs non réduits) par la disjonction nette $\frac{1}{2}$, $\frac{1}{2}$ semble elle aussi s'accorder avec cette discontinuité. Un mécanisme génétique simple de son contrôle pouvant être supposé ; même si avec d'autres parents apomictiques d'autres disjonctions sont éventuellement obtenus on peut s'attendre à ce que ce soit suivant des rapports simples. De tels déterminismes simples ont été rapportés chez d'autres apomictiques^{*} ; la discontinuité paraît assurée également dans la nature par le niveau de ploïdie.

Cependant cette discontinuité disparaît lorsqu'une étude plus détaillée est faite. Le degré de sexualité (mesuré par le taux de hors-type H.T., ou par le taux de sacs embryonnaires à 8 noyaux S) apparaît variable malgré la fixité des données des populations naturelles.

Ce taux de sexualité est génétiquement contrôlé, il dépend aussi des polliniateurs, et il pourrait être sensible à des variations de milieu (travaux sur Andropogonées de KNOX et HESLOP-HARRISON). Ainsi le degré de l'apomixie peut varier de l'état quasi absolu jusqu'à des valeurs si faibles qu'une plante potentiellement apomictique ne se distingue guère, sur sa descendance, des plantes sexuées.

* (BURTON et FORBES 1960, HARLAN et al. 1964, READ et BASHAW 1968, TALINFERO et BASHAW 1966, VOIGT et BASHAW 1972)

Tableau X : variations intra et interfamilles pour 5 caractères, de familles hybrides ayant même parent mâle apomictique (G3). Les parents tétraploïdes sexués sont K189T, S₁T, S₂T, P₂, T44T. Les variations résiduelles sont obtenues à partir des multiplications végétatives de chaque plante.

| Origine de la variation | degrés de liberté | Carré moyen pour chaque caractère | | | | |
|-------------------------|-------------------|-----------------------------------|---------------------|----------------------|---------------------|---------------------|
| | | G | 1.1 | n | l _i | l |
| interfamille | 4 | 1105,0 | 3,987 | 180,75 ⁺⁺ | 1688,1 ⁺ | 745,8 ⁺ |
| intrafamille | 25 | 472,9 ^{**} | 2,827 ^{**} | 29,14 ^{**} | 410,1 ^{**} | 268,8 ^{**} |
| résiduelle | 870 | 15,6 | 0,102 | 0,95 | 20,1 | 11,0 |

+ F à 4/25 d.d.l significatif à 5%

++ " " " " " 1%

** F à 25/870 significatif à 1%

Tableau XI : Coefficients de corrélation et de regression, de la régression à parent constant (moyenne de chaque famille en fonction du parent♀) pour chaque caractère.

| Caractères | Coefficient de corrélation | Coefficient de régression |
|----------------|----------------------------|---------------------------|
| G | 0,985 | 0,37 |
| 1.1. | 0,770 | 0,28 |
| n | 0,970 | 0,65 |
| L _i | 0,998 | 0,46 |
| l | 0,989 | 0,42 |

Cette discontinuité disparaît également au niveau des populations centrales où la variabilité est équivalente chez les diploïdes sexués et les tétraploïdes apomictiques. L'analyse des croisements entre tétraploïdes sexués et apomictiques montre qu'aucune réorganisation génétique fondamentalement différente ne sépare les deux groupes. Il n'existe aucune barrière à la libre intégration des gènes des apomictiques dans les tétraploïdes sexués ; les hybrides sexués ne sont nullement désavantagés par rapport aux apomictiques.

Ainsi il n'existe aucune rupture véritable entre l'état sexué et l'état apomictique, la sexualité n'est pas incompatible avec l'état tétraploïde bien que tous les tétraploïdes naturels soient en fait apomictiques.

Cette analyse biologique est utile pour programmer l'amélioration génétique des *Panicum*, PERNES et al.(1973), mais elle pose aussi un certain nombre de questions non résolues:

Comment se fait-il que les tétraploïdes naturels récoltés sont tous apomictiques ? Pourquoi les taux d'apomixie naturels sont-ils aussi régulièrement élevés ? Comment l'apomixie entretient-elle des polymorphismes aussi proches de ceux des populations diploïdes dans les zones centrales et des polymorphismes discontinus dans les zones marginales ?

Des réponses pourront être proposées en étudiant les implications évolutives de ce mode de reproduction particulier. C'est ce que nous tenterons dans un article associé (PERNES 1973).